

УДК 576.895.122

ДИСКОРРЕЛЯТИВНО-СИММЕТРИЧНЫЕ ГЕТЕРОТОПИИ ОРГАНОВ
У МОНОГЕНЕЙ *PENTATRES SPHYRAENAE*

Б. И. Лебедев

Биологический институт Дальневосточного филиала
Сибирского отделения Академии наук СССР, Владивосток

В статье приведено переописание *Pentatres sphyraenae* Euzet et Razarihelisoa, 1959 по материалу из Красного моря и прилегающих районов; рассмотрены отмеченные у этих моногеней дискоррелятивно-симметричные гетеротопии органов. Проведен анализ этого явления с экологической, систематической, проморфологической и генетической точек зрения. На основании этого сделан вывод о наличии тригибридного генетического расщепления признаков у исследованных моногеней, что может свидетельствовать о начавшемся процессе дивергенции среди красноморской популяции пентатресов.

Изучая моногеней пелагических рыб Красного моря и Аденского шельфа, мы обратили внимание на аномальное явление, наблюдаемое у представителей *Pentatres sphyraenae* Euzet et Razarihelisoa, 1959 (*Gastrotocytidae* s. l.: *Chauhaninae* Euzet et Trilles, 1960), заключающееся в том, что расположение некоторых органов и структур варьирует у них относительно продольной оси тела. Поскольку эти различные положения органов симметричны друг другу и независимы друг от друга, мы определяем это явление как дискоррелятивно-симметричные гетеротопии органов. Обнаруженное явление в целом относится к предмету изучения проморфологии (Беклемишев, 1964) и иллюстрирует один из ее частных аспектов, характеризуя различные типы архитектоники организмов, тектологические особенности которых свидетельствуют о их принадлежности всего лишь к одному видовому таксону. Тем не менее частный характер этого явления не делает его рассмотрение менее интересным. Во-первых, подобные факты, насколько нам известно, ранее не отмечались как для плоских червей *Plathelminthes*, так и для низших червей (*Scolecida*) в целом. Гетеротопии органов отмечены только при сравнении представителей различных и достаточно крупных таксонов (не ниже рода), например среди круглых червей различных надсемейств из *Adenophorea* (Парамонов, 1967а). Однако в этих случаях наблюдаются межвидовые, межродовые и т. д. гетеротопии и мы имеем дело с их филогенетическими результатами. В нашем же случае наблюдается процесс возникновения гетеротопий, которые можно назвать внутривидовыми. Во-вторых, наличие гетеротопий органов представляет и определенный филогенетический интерес, указывая на один из путей и процессов исторического развития организмов. В-третьих, обсуждая это явление, мы предполагаем обратить более пристальное внимание исследователей на необходимость точных топологических характеристик основных анатомо-морфологических структур различных организмов (особенно при первоописаниях), поскольку с этим вопросом, как показывает изучение литературы (в частности гельминтологической), не все обстоит благополучно. Пренебрежение или недостаточное внимание к точным топологическим характеристикам затрудняет последующую ра-

боту с описаниями (и может иной раз даже привести к таксономическим ошибкам), а также затушевывает истинное положение вещей, не позволяя судить об имеющихся в действительности типах архитектоники у тех или иных организмов. Мы полагаем, кроме того, что гетеротопии органов (в том числе и внутривидовые) у низших червей распространены несколько шире, чем это может показаться на первый взгляд.

Исследованные нами моногенеи собраны в 1966 г. сотрудником Института биологии южных морей АН УССР (г. Севастополь) А. М. Парухиным во время работ III Красноморской экспедиции ИНБЮМ АН УССР. Материал по моногенетическим сосальщикам рыб этой акватории был передан нам для камеральной обработки, за что мы выражаем чувства своей искренней признательности А. М. Парухину. Нам приятно также поблагодарить здесь профессора Луи Юзé (Биологическая станция, г. Сет, Франция), любезно приславшего нам свои работы по исследованию фауны моногеней сфиреновых рыб.

Изучение анатомо-морфологических особенностей исследованных моногеней показало, что они несомненно относятся к виду *P. sphyraenae*. первоначально описанному Юзé и Разарихелизоа (1959) с *Sphyraenae comtersonii* из района о. Мадагаскар. Однако авторами первоописания упущен ряд важных признаков и структур, вследствие чего становится необходимым переописание этого вида. Здесь же следует отметить, что Юзé и Разарихелизоа, располагая 75 экз. пентатресов, не отмечают у них явления гетеротопий органов. Учитывая недостаточную тщательность первоописания *P. sphyraenae*, нам, естественно, остается лишь гадать, характерно ли подобное явление и для мадагаскарских пентатресов, либо оно по каким-то причинам не обратило на себя внимание французских авторов.

Pentatres sphyraenae Euzet et Razarihelisoa, 1959 (рис. 1)

Х о з я и н: *Sphyraena tessera* (*Sphyraenidae*). **Л о к а л и з а ц и я:** жабры. **М е с т о и в р е м я о б н а р у ж е н и я:** Красное море (о. Шакер) и шельфовые зоны Аденского залива (Индийский океан), 1966 г. У пяти из шести вскрытых *S. tessera* обнаружено 79 экз. моногеней рассматриваемого вида; интенсивность инвазии: 1—27 моногеней у одной рыбы.

С т р о е н и е. Моногенеи средних размеров, длина тела 1.73—2.80 мм при наибольшей ширине на уровне яичника 0.25—0.43 мм. Кутикула тела у переднего конца неравномерно складчатая, маргинальные края тела в этой части незначительно изрезаны. На участке перед прикрепительным диском изрезанность маргинальных краев тела выражена гораздо резче. Присоски головного конца несколько вытянуты ($0.047-0.056 \times 0.026-0.039$ мм), ротовое отверстие субтерминальное, лежит в воронкообразной впадине; головные железы развиты хорошо. Фаринкс овальный или округлый, $0.030-0.064 \times 0.03-0.047$ мм, с относительно мелкими глоточными железами. Бифуркация кишечника обычно располагается на уровне вагинального отверстия, хотя может начинаться как близ генитального атриума, так и у переднего края желточных полей. Кишечные стволы образуют поперечные ответвления, у заднего конца тела сливаются на уровне передних клапанов прикрепительного диска, анастомозов не образуют.

Прикрепительный диск асимметричный, одна из его сторон несет пять клапанов размером до $0.069-0.086 \times 0.060-0.070$ мм, сидящих на ножках (рис. 1, *Д*), на другой стороне — три удлиненных клапана размером до $0.073-0.112 \times 0.047-0.052$ мм, также расположенных на ножках. Пяти- и трехклапанная части диска у разных особей располагаются либо с правой, либо с левой стороны тела. Клапаны обеих сторон диска состоят из равного числа гомологичных элементов, и различия между ними заключаются прежде всего в размерах (абсолютных и относительных), в некоторой асимметрии, вызванной расположением клапанов на одной

из сторон диска, а также несколько большим развитием центральной бокаловидной капсулы у удлиненных клапанов. Крючья на прикрепительном диске отсутствуют.

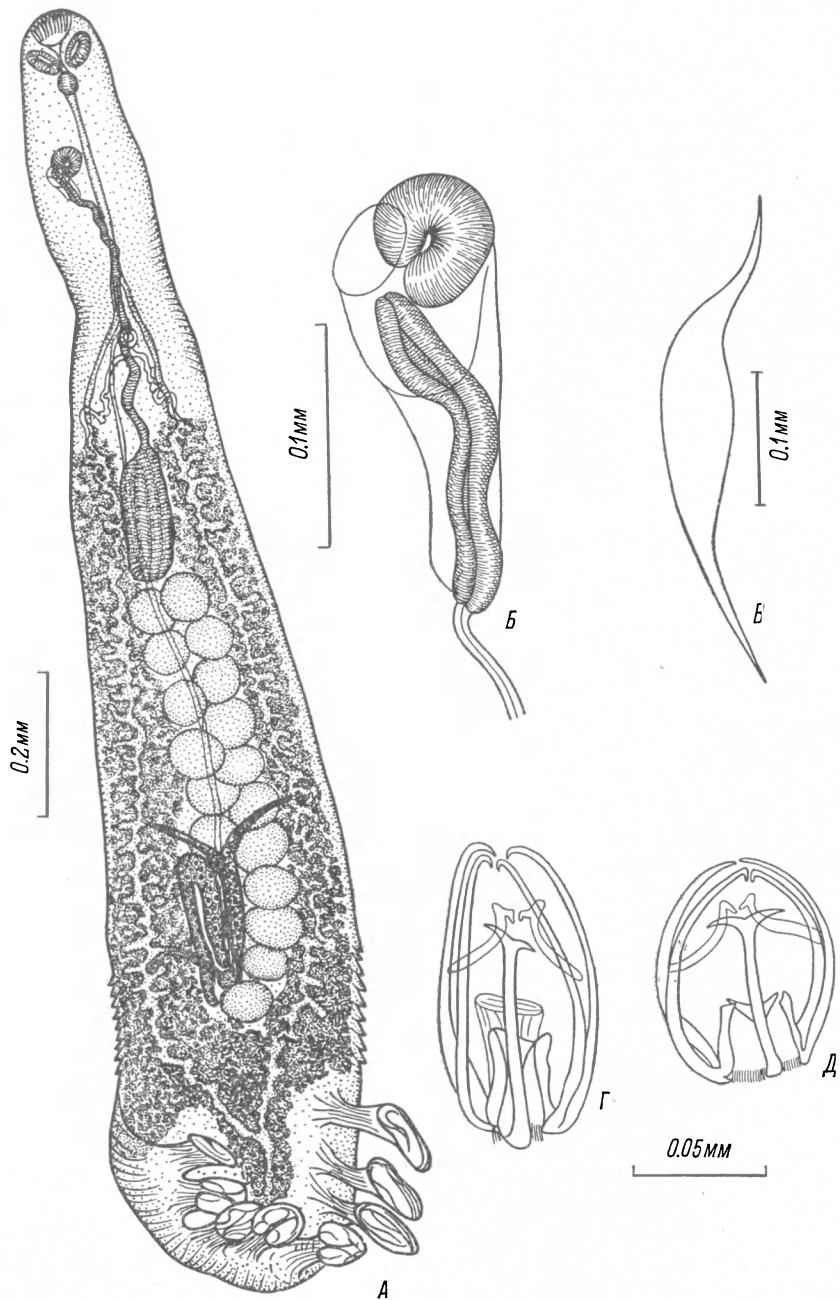


Рис. 1. *P. sphyraenae* E. et R., 1959.
 А — общий вид; Б — копулятивный орган и генитальный атриум; В — яйцо;
 Г — удлиненный клапан; Д — нормальный клапан.

Семенники относительно крупные, числом 16—18, располагаются интерцекально перед яичником и на его уровне; причем в преовариальной части обычно в два ряда лежат 12—14 семенников, а остальные — на уровне яичника и позади него, в последнем положении, как правило, располагается один семенник. В передней части пространства, занимаемого семенниками, находятся простатические железы, охватывающие семевыносящий канал. Пространство, занимаемое простатическими же-

лезами, достигает размеров $0.200-0.225 \times 0.050-0.075$ мм. От переднего края простатических желез к совокупительному органу отходит незначительно извишающийся семеизвергательный канал, имеющий хорошо выраженные мускулистые стенки. Совокупительный орган размером $0.082-0.097 \times 0.017-0.022$ мм, невооруженный, устроен по типу пениса, открывается в генитальный атриум, расположенный субмедианно с правой или левой стороны тела в его передней части перед бифуркацией кишечника. Несколько вентральнее совокупительного органа проходит дистальная часть маточного протока, также открывающегося в *porus genitalis communis*. Впереди и несколько медиальнее апикальной части совокупительного органа имеется мускулистый округлый сфинктер диаметром $0.039-0.043$ мм, не связанный непосредственно с какими-либо протоками и служащий, по-видимому, для фиксации выдвинутого пениса при копуляции (рис. 1, Б). На большинстве препаратов сфинктер расположен так, что понять его потенциальное функциональное значение не представляется возможным, и лишь у некоторых моногеней заметно, что этот сфинктер (не образующий полной окружности, поскольку он не замкнут именно со стороны, примыкающей к пенису) является фиксатором последнего при определенном функциональном состоянии.

Яичник U-образной формы, располагается в задней трети тела субмедианно с правой или левой стороны. Его проксимальная (слепая) часть находится у задней части овариального пространства на уровне заднего семенника. Желточный резервуар лежит медианно, в задней трети его проток впадает в яйцевод; оотип располагается несколько субмедианно, на уровне переднего края заднего семенника. Кишечно-половой канал хорошо выражен, открывается в один из стволов кишечника соответственно расположению яичника (так, у изображенного на рис. 1 экземпляра с правым положением яичника кишечно-половой канал также открывается в правый кишечный ствол). Вагинальное отверстие расположено медиовентрально, примерно на уровне бифуркации кишечника. На некоторых препаратах у переднего края желточных полей заметны вагинальные протоки, идущие от желточных; близ вагины они сливаются, образуя короткий общий вагинальный проток. Сама вагина лишена какого-либо вооружения и представляет собой тонкое бокаловидное образование со слаборазвитой гладкой кольцевой мускулатурой. Расстояние от генитального атриума до вагинального отверстия равно $0.438-0.613$ мм. Яйца относительно крупные, 0.400×0.026 мм, с филаментами на обоих полюсах (длина их без филаментов 0.172 мм).

Экскреторные отверстия, по-видимому, открываются субмаргинально на уровне генитального атриума, но полной уверенности в этом у нас нет, так как окончательно экскреторные протоки идентифицированы не были.

Сравнивая описанные выше экземпляры с мадагаскарскими моногенеями (Euzet et Razarihelisoa, 1959), можно сказать, что последние несколько мельче красноморских ($1.0-1.5 \times 0.3-0.5$ против $1.7-2.8 \times 0.3-0.4$ мм), размеры клапанов примерно одинаковы, а количество семенников несколько больше (22—26 у мадагаскарских, 16—18 у красноморских). Размеры совокупительного органа у наших экземпляров больше по сравнению с данными французских авторов, а яйца более длинные и тонкие (0.172×0.026 мм), чем у пентатресов из района Мадагаскара (0.150×0.050 мм).

Мы считаем, что указанные выше отличия свидетельствуют всего лишь о географической изменчивости сравниваемых популяций сфиреновых пентатресов и вряд ли могут иметь систематическое значение. Возможно все-таки, что рассмотренные популяции *P. sphyraenae* уже обособились до подвидового уровня, но для окончательных суждений по этому поводу необходимо переисследование мадагаскарских пентатресов. Мы считаем также, что отмеченные выше вариации в расположении некоторых органов не могут иметь какого-либо систематического значения.

В приведенном нами описании красноморских *P. sphyraenae* несколько раз упоминалось о симметричных вариациях (гетеротопиях) в расположе-

жении совокупительного органа и генитального атриума с фиксаторным аппаратом, яичника и кишечно-полового канала, а также различных по характеру вооружения сторон прикрепительного диска. Остановимся на этом вопросе подробнее. Здесь можно было бы привести таблицу, в которой был бы отражен характер топологических вариаций у каждого из 79 имеющихся экземпляров моногеней. Однако такая таблица весьма объемиста, и мы приводим поэтому только суммарные данные, отражающие частоту наблюдаемых сочетаний (см. таблицу; рис. 2). В таблице и далее в тексте приняты следующие обозначения и сокращения: характер расположения органа на одной из сторон тела обозначается буквами Л и П (левый и правый); для частотной характеристики обнаруженных архитектонических типов приняты трехчленные обозначения (например, ПЛП), где на первом месте отмечается характер расположения генитального атриума и мужского полового органа, на втором — яичника и на третьем — «трехклапанной» стороны диска (т. е. стороны, несущей удлиненные клапаны).

Пытаясь установить наличие каких-либо взаимосвязей в расположении различных органов у особей *P. sphyraenae*, мы выяснили, что генитальный атриум располагается с правой стороны у 50% экземпляров, яичник — у 65, а трехклапанная сторона диска — у 43%. У исследованных моногеней генитальный атриум и яичник находились с одной стороны тела у 46.5% особей; яичник и трехклапанная сторона диска — у 41.5, а генитальный атриум и трехклапанная сторона — у 23%. Последний факт наиболее интересен, так как позволяет констатировать некоторую взаимозависимость в расположении этих органов, а именно пятиклапанная сторона диска и генитальный атриум у 77% особей располагаются с одной стороны тела. Остальные пары органов, как показывают приведенные данные, располагаются без видимой зависимости друг от друга.

Интересно также отметить, что все имеющиеся восемь типов архитектоники тела пентатресов можно сгруппировать в симметричные пары (рис. 2), которые также характеризуются различной частотой встречаемости: I — 40%; II — 35; III — 15 и IV — 10%. Таким образом, у исследованной выборки из популяции красноморских *P. sphyraenae* (есть все основания считать эту выборку случайной) совершенно четко выделяются восемь архитектонических типов строения тела, которые характеризуются различной частотой встречаемости. Попытаемся выяснить характер этого явления и причины, его вызывающие.

Общеизвестно, что фенотип является производным следующих факторов: генотипа, модифицирующих воздействий внешней среды и связанных с этими воздействиями изменений в онтогенетическом формообразовании (см., например: Парамонов, 1967). Естественно, что фенотипические варианты исследованных нами моногеней (они же — архитектонические типы) могли образоваться под воздействием этих факторов в общем или некоторых из них.

Подходя к дискоррелятивно-симметричным гетеротопиям органов у пентатресов с экологоморфологической точки зрения, следует допустить, что разнообразие типов архитектоники в общем не ведет к репродук-

Встречаемость различных архитектонических типов у красноморских *P. sphyraenae*

Характер расположения органов	Обозначения на рис. 2	Число экземпляров	% от общего количества *
П П Л	I ₁	22	32
Л П П	II ₂	13	19
П Л Л	II ₁	9	13
Л Л П	I ₂	7	10
Л П Л	III ₁	7	10
П П П	IV ₁	4	6.5
П Л П	III ₂	4	6.5
Л Л Л	IV ₂	2	3.0

* У нескольких экземпляров моногеней из-за плохой сохранности не было возможности определить характер расположения всех трех анализируемых органов, поэтому в таблице приводятся данные только по 68 экз.

тивной изоляции каких-либо членов популяции из различных фенотипических вариантов, поскольку все они имеют примерно равные возможности копулировать с представителями любого другого типа (варианта), так как при любом расположении совокупительного органа (левом или правом) положение гельминтов относительно медианной ва-

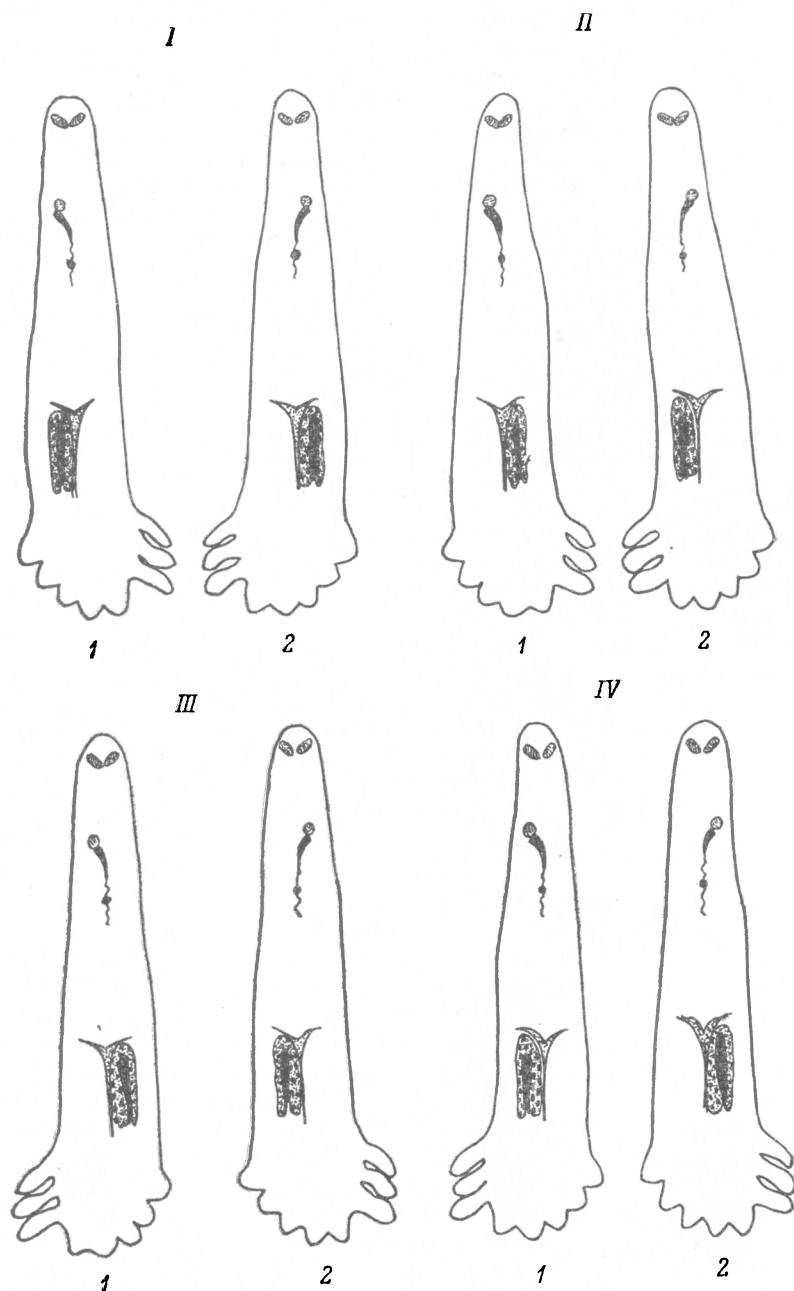


Рис. 2. Вариации в расположении органов у *P. sphyraenae*.
Объяснения в тексте

тины будет одинаковым. Однако, судя по данным частотного распределения наблюдаемых типов (см. таблицу), можно предположить, что их жизнеспособность является различной.

Определение типа архитектоники организма может происходить либо в процессе перекомбинации наследственных признаков, либо в результате определенных нарушений в процессе дробления яйца (что не под-

тврждается разной частотой встречаемости каждого типа архитектоники, так как ее нельзя объяснить только случайными нарушениями дробления), либо же в процессе ларвального и постларвального развития, а именно после прикрепления личинки на жабры окончательного хозяина (следует иметь в виду и возможность наличия «промежуточных» хозяев; см: Быховский и Нагибина, 1967). Формирование закладок органов тела в этом случае может определяться характером прикрепления личинки к жабрам той или иной стороной эмбрионального диска, что подтверждается наличием определенных корреляций в расположении генитального атриума и пятиклапанной стороны диска (см. выше). Но и в этом случае не совсем понятны данные частотного распределения рассматриваемых архитектонических типов (или фенотипических вариантов).

Вполне вероятно, что в данном случае мы имеем дело с наследственной детерминированностью наблюдаемых архитектонических типов (как известно из вышеизложенного, отмечены все восемь возможных типов при трех варьирующих в два положения признаках). Приняв наиболее часто встречающийся тип (ППЛ) за проявление доминантных признаков и обратясь к приведенному в таблице частотному распределению этих типов (22 : 13 : 9 : 7 : 7 : 4 : 2), предположим, что оно может отвечать закономерностям генетического расщепления признаков у тригибридов (с характерным распределением частот 27 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1). Естественно, наблюдаются определенные отклонения между теоретически ожидаемыми и наблюдаемыми частотами. Определив характер этих отклонений по методу « χ -квадрат» (формула $\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q}$), получаем величину « χ -квадрат», равную 8.95. По таблице Томпсона (Сnedекор, 1961) и при условии $n=8$, $n'=7$ определяем вероятность P . В результате $0.50 > P > 0.25$, где $P=0.25 \div 0.5$. Это свидетельствует о том, что примерно в одном случае из двух в действительности будет наблюдаться ожидаемое распределение частот.¹

Таким образом, полученная величина вероятности распределения $P=0.25 \div 0.5$ свидетельствует о закономерном, а не случайном совпадении наблюдаемого распределения частот с теоретически ожидаемым при тригибридном генетическом расщеплении (Лобашев, 1967).

Следовательно, наше предположение о соответствии распределения частот архитектонических типов тригибридному расщеплению признаков не противоречит статистическим данным. Это в свою очередь может свидетельствовать в пользу наличия генетической детерминированности наблюдаемых типов архитектоники у *P. sphyraenae*. Во всяком случае наблюдаемая независимость расположения органов находится в соответствии с положением о независимом распределении генетически обусловленных признаков, а встречаемость различных архитектонических типов (фенотипических вариантов) — в соответствии с расщеплением тригибридов по фенотипу.

Полученные данные с большой степенью вероятности позволяют считать, что в популяции красноморских *P. sphyraenae* наблюдается сбалансированный внутрипопуляционный полиморфизм. В данном случае наблюдается интересный пример сложного взаимодействия ряда факторов и процессов, когда после миграции индийских пентатресов в Красное море и последующей их географической изоляции в этом районе резко уменьшилось количество генетической информации, которая могла передаваться между весьма удаленными друг от друга популяциями; последние вследствие этого начали подвергаться различным по характеру и направленности воздействиям отбора (Эрлих и Холм, 1966). И, наконец, в такой изолированной популяции, характеризующейся сбалансированным полиморфизмом, может начаться процесс симпатрического видо-

¹ Однако в этих вычислениях мы не обращали внимания на тот факт, что в теоретическом тригибридном расщеплении расчет ведется на 64 члена; из наших 79 экз. во внимание принимались 68 (неповрежденных), и, следовательно, величины отклонений d оказались иными.

образования в результате перехода сбалансированного полиморфизма в транзитивный (Завадский, 1968) с возникновением дисruptивного отбора.

Наши рассуждения подтверждаются также и другими данными. Как известно, Красное море — геологически молодая акватория, образовавшаяся провальным путем 5—7 млн лет назад (Пузанов, 1938). Мы отмечали ранее (Лебедев, 1967) относительно трематодофауны красноморского гельминтогеографического района, что, несмотря на относительную молодость, в ее составе уже имеется до 25% эндемичных и субэндемичных родов (на самом деле эти цифры, вероятно, завышены по причине недостаточной еще изученности трематодофауны красноморских рыб в целом) и, следовательно, для образования хорошо различимых родов трематод было достаточно 5—7 млн лет. Тогда мы не располагали почти никакими сведениями по фауне моногеней красноморского района,² однако, предварительные данные, полученные нами в последнее время, несомненно свидетельствуют о гораздо меньших различиях между красноморской и западно-индопацифической фаунами моногеней (в противоположность трематодам). Исходя из этих данных, подробному рассмотрению которых будет посвящено отдельное исследование, уже сейчас можно говорить о более медленных темпах эволюции высших моногеней морских рыб, чем те, которые наблюдаются у трематод на протяжении последнего геологического периода. Такой вывод косвенно подтверждается и возникновением гетеропий органов, свидетельствующим о проходящем у *P. sphyraenae* процессе внутривидовой дивергенции — начальной стадии видообразовательного процесса.

Л и т е р а т у р а

Беклемишев В. Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. I. Проморфология. Изд. «Наука», М. : 1—432.

Быховский Б. Е. и Нагибина Л. Ф. 1967. О «промежуточных» хозяевах у моногеней (Monogenoidea). Паразитол., 1 (2) : 117—123.

Завадский К. М. 1968. Вид и видеообразование. Изд. «Наука», Л. : 1—404.

Лебедев Б. И. 1967. Гельминтофауна некоторых промысловых рыб Новозеландско-Австралийского шельфа, Южно-Китайского моря и вопросы зоогеографии гельминтов морских рыб. Автореф. дисс. Владивосток : 1—19.

Лобашев М. Е. 1967. Генетика. Изд. ЛГУ : 1—751.

Парамонов А. А. 1967. Изменчивость и ее формы. В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Изд. «Наука», Л. : 7—14.

Парамонов А. А. 1967а. Пути и закономерности эволюционного процесса. В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Изд. «Наука», Л. : 342—441.

Пузанов И. И. 1938. Зоогеография. Учпедгиз, М. : 1—358.

Снедекор Д. У. 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. Изд. с.-х. лит. М. : 1—503.

Эрлих П. и Холм Р. 1966. Процесс эволюции. Изд. «Мир», М. : 1—330.

Euzet L. et Razagli helisoa M. 1959. Sur quelques monogènes de *Sphyraena commersonii* (Teleostei: Sphyraenidae). Bull. Soc. Zool. France, 84 (1) : 77—85.

Euzet L. et Trilles J.-P. 1960. Sur deux monogènes nouveaux de *Sphyraena sphyraena* (L.) (Teleostei: Sphyraenidae). Bull. Soc. Zool. France, 85 (2—3) : 189—198.

Paperna I. 1965. Contributions to the knowledge of the Red Sea. 32. Monogenetic trematodes from the gills of Red Sea fishes. Bull. Sea Fish. Res. Stn. Israel. 39 : 1—10.

² Литературные данные по моногенеям рыб Красного моря исчерпываются работой Паперны (Paperna, 1965). В картотеке Ихтиогельминтологического объединения (Fish. Helm. Unit.; Commonwealth Bur. Helminthology, издающим «Helminthological Abstracts», как нам сообщил д-р П. Янг (P. Young), также отмечена только эта работа.

DISCORRELATIVE-SYMMETRICAL HETEROPIES OF THE
ORGANS IN PENTATRES SPHYRAENAE (MONOGENOIDEA)

B. I. Lebedev

S U M M A R Y

The redescription of *Pentatres sphyraenae* Euzet et Razarihelisoa, 1959 is given according to the materials from the Red Sea and adjacent regions. Discorrelative-symmetrical heterotopies of the organs are examined, distinguished in investigated monogeneans (79 specimens). The analysis of this phenomena is given from ecological, morphological, systematic, promorphological and genetic points of view. On the basis of the analysis is drawn a conclusion about the presence of the balanced inner-populational polymorphism in *P. sphyraenae* is drawn, subjecting to the regularities of trihybrid splitting.

It can judge about the beginning of the process of speciation in the *Pentatres sphyraenae* in the conditions of the Red Sea.